HALLAZGO DEL GENERO *TRIGONOBALANUS* FORMAN, 1962 *(FAGACEAE)* EN EL NEOTROPICO — II[1]

Por

JORGE HERNÁNDEZ-CAMACHO[2, 3], GUSTAVO LOZANO-C.[2]
y JESÚS E. HENAO-S.[3]

SUMMARY

Morphological, ecological and phenological information is given for the Colombian species *Trigonobalanus excelsa* G. Lozano, J. Hernández & J. Henao *(Fagaceae, Trigonobalanoideae)*. It is concluded that *T. excelsa* is a remnant of an old Laurasian lineage that was probably established in America during the Late Cretaceous or Early Tertiary. Possibly this genus, together with *Quercus*, are members of a Plio-Pleistocene coenochron that arrived from Middle America to the Colombian Andes and still survives in moist with high climatic equability.

La segunda entrega de este trabajo complementa la parte descriptiva ya publicada, mediante un análisis de la notable variabilidad de los caracteres florales, cupulares y de los frutos, así como con observaciones ecológicas que tuvieron seguimiento por uno de los coautores (J.H.S.) en la propia localidad típica de la especie, y un ensayo acerca de la problemática biogeográfica ofrecida por la presencia del género *Trigonobalanus* en la subregión tropoandina de América del Sur.

Con posterioridad a la elaboración del presente estudio, una muestra paratopotípica del leño de *T. excelsa* fue recibida por el doctor Thomas van der Hammen, quien la remitió al Instituto de Botánica Sistemática de la

---

[1] La primera entrega del presente trabajo fue publicada en *Caldasia 12* (60).

[2] Instituto de Ciencias Naturales - Museo de Historia Natural, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

[3] Instituto Nacional de Recursos Naturales y del Ambiente (INDERENA) Bogotá.

Universidad de Utrecht, Holanda, donde fue estudiada por la doctora Alberta M. W. Mennega, quien confeccionó un artículo sobre el tema. Por amabilidad de la autora, dicho artículo se presenta a continuación en la presente entrega de esta revista. Los resultados allí planteados amplían con mucho los incluidos en el presente trabajo, y coinciden fundamentalmente con éstos, excepción hecha de las punteaduras que en material por nosotros examinado carecían de reborde (tipo "areolado").

VARIABILIDAD FLORAL EN TRIGONOBALANUS EXCELSA.

El examen detallado de material floral de *T. excelsa* revela una variabilidad inusitada relacionada con la tendencia hacia la unisexualidad de las flores y, por ende, anomalías que indican cómo aun las sinflorescencias no son perfectamente unisexuales, reteniendo cierta tendencia andrógina.

Para efecto de este análisis, se definen como *flores masculinas* aquellas donde el gineceo no es funcional o falta y el androceo es funcional pero puede reducirse e inclusive desaparecer, y como *flores femeninas* aquellas donde en el gineceo no se ha operado reducción aparente, el ovario ínfero se halla adnato al hipantio, y el androceo puede ser funcional (anteras dehiscentes poliníferas) pero tiende a ser vestigial. Unas 40 flores fueron examinadas de cada uno de estos tipos.

Flores masculinas. Son siempre sésiles y se hallan en címulas espiralmente dispuestas que constan de 2-7 (o más flores) [*Caldasia 12* (60): 522, lám. II. e]. Cada címula presenta un conjunto de pequeñas brácteas y bractéolas tomentulosas, naviculares persistentes, así: exteriormente una bráctea tectriz medial proximal con una bractéola a cada lado, e interiormente hay otra serie formada por dos bractéolas laterales muy pequeñas que flanquean el conjunto de las flores, y el intervalo medial entre estas bractéolas está ocupado por unas 5 a 6 bractéolas diminutas colocadas en hilera transversal y visibles bajo aumento [*Caldasia 12* (60): 522, lám. II. c, d]. Las flores se disponen directamente sobre el eje o raquis primario, o sobre un eje o raquis secundario muy breve (*ca.* 1 mm long. o poco más), tomentuloso y provisto de bractéolas diminutas.

El número de flores que componen los grupos es de (2-) 3 en *Trigonobalanus doichangensis* (*cf.* Forman, 1964: 387) y de (3-) 5-8 (-10) en *T. verticillata* (*cf.* Soepadmo, 1972: 400), pero en la caracterización del género (basada obviamente en ambas especies) Soepadmo (1972: 399) extiende los límites de variabilidad a (1-) 3-7 (-12), y si bien no se comprobó satisfactoriamente la presencia de más de 7 flores en las címulas de *T. excelsa,* probablemente en esta especie se den casos con un mayor número de flores.

Cada címula en *T. doichangensis* y *T. verticillata* apenas se halla subtendida por una bráctea y dos bractéolas (Forman, 1964: 381, 383, 387; Soepadmo, 1972: 399, fig. 35-f), que corresponden a la hilera externa hallada en *T. excelsa,* y están ausentes las bractéolas internas. En *T. doichangensis* el eje de la sinflorescencia masculina no presenta ramificaciones, pero en *T. verticillata* ocasionalmente tiene ramificaciones laterales cortas (Forman, 1964: 383) o puede llegar a ser muy ramificado (Soepadmo, 1972: 400). En *T. excelsa* estas ramificaciones se han abreviado tanto que a primera vista no se detectan pero se hallan representadas por los diminutos ejes secundarios bracteolados ya descritos.

En resumen, las sinflorescencias masculinas de *T. verticillata* presentan ya una apreciable reducción de la primitiva panícula dicasial; esta reducción es más acentuada en los raquis secundarios de *T. excelsa* pero las címulas o dicasios conservan un número mayor de bractéolas, y en *T. doichangensis* los raquis secundarios desaparecen, el número de flores de las címulas tiende a reducirse; persisten apenas una bráctea y dos bractéolas en las címulas y el eje de la inflorescencia pierde su rigidez y ésta se hace cernua o péndula.

Los periantios de las flores masculinas de *T. excelsa* tienen 5 lóbulos imbricados, usualmente subiguales, pero en algunos casos 3 de ellos tienden a unirse, quedando así 2 más diferenciados y apenas en sendas flores se hallaron 6 y 7 lóbulos. En las otras especies del género existen siempre 6 lóbulos. Hay, pues, una heteromería entre el periantio de las flores masculinas (5 lóbulos) y femeninas (6 lóbulos) en *T. excelsa,* por contraste con la isomería existente en cuanto a estas características en *T. doichangensis* y *T. verticillata* (6 lóbulos en los periantios masculino y femenino).

Los estambres [*Caldasia 12* (60): 522, lám. II. g] son esencialmente opositisépalos en *T. excelsa* pero varían notablemente, y muestran una acusada tendencia a la reducción. En efecto, su número varía de 2 a 7 (usualmente 5) y son subiguales, pero cuando existen menos de 5 el filamento se abrevia y su longitud tiende a igualar la de la antera y además son tomentulosos, aun cuando la antera continúa siendo fértil. Ocasionalmente los estambres llegan a faltar por completo [*Caldasia 12* (60): 522, lám. II. f]. La variabilidad del número de estambres dentro de las flores de una misma címula puede apreciarse por los siguientes cinco casos: 0, 5, 7; 2, 7; 5, 5, 7; 0, 2, 7, 7, y 3, 4, 4 (con un pistilodio), 5, 5, 5 (con un pistilodio) y 6 estambres. No hay correlación aparente entre la posición de la flor dentro de la sinflorescencia y el número de estambres, o el desarrollo vestigial del gineceo.

El número de estambres en las flores masculinas de las demás especies de *Trigonobalanus* es de 6, o sea isómero con el número de lóbulos del periantio, y parece ser constante. En *T. excelsa* culmina la tendencia hacia la oligostemonía presente en las *Fagaceae,* con mínimos de 0-2 estambres. En *Nothofagus* se halla el máximo número de estambres conocido dentro de la familia [40-90 en *N. glauca* (Philippi) Krauser] que se reduce a 5-8 en *N. nitida* (Philippi)

Krauser (*cf.* Van Steenis, 1953: 335, 338), y 4 estambres existen en algunas especies de *Quercus* (subgéneros *Cyclobalanus* y *Quercus*).

Además, en flores masculinas de *T. excelsa,* con 5 estambres, se hallaron casos aislados de fusión de dos estambres contiguos, dando por resultado la connación completa de los filamentos en toda su longitud, de manera que aparece un filamento un tanto ensanchado bilateralmente (en el cual se perciben las 2 haces vasculares originales) y presenta 2 a 3 tevas [*Caldasia 12* (60): 522, lám. II. h, i].

En ninguna de las flores masculinas examinadas existe desarrollo del hipantio ni de un disco del tálamo.

Atendiendo a la regresión del gineceo pueden reconocerse en *T. excelsa* tres modalidades de flores masculinas: 1) flores estaminadas y con 1-2 pistilodios [*Caldasia 12* (60): 522, lám. II. k]; 2) flores estaminadas y con un mechón central erecto de pelos simples álbido-ocráceos que ocupa la posición del pistilodio [*Caldasia 12* (60): 522, lám. II. j], y 3) flores estaminadas carentes de vestigios evidentes del gineceo, que son las más frecuentes [*Caldasia 12* (60): 522, lám. II. f, i].

La presencia de un pistilodio se comprobó en dos flores con 4 y 5 estambres, respectivamente, y dos pistilodios libres opuestos por uno de sus lados se encontraron en otra flor. En los tres casos el pistilodio es glabro, se define un ovario trígono completamente súpero y remata en un estilodio, cuya longitud es subigual a la de los estambres, o sea notablemente más largo que los estilodios de las flores femeninas, y con estigma terminal capitado, no ensanchado. La presencia de dos pistilodios libres sugiere la persistencia de dos (de los tres carpelos originales libres) y apoya la noción de antecesores con gineceo apocárpico para las *Fagaceae.* Los estilodios notablemente largos insinúan también una condición primitiva ancestral y se asemejan a los que existen en las flores femeninas de *Castanea.*

En las especies previamente conocidas de *Trigonobalanus* no se había señalado hasta ahora un gineceo vestigial. La presencia de un pistilodio más o menos desarrollado es frecuente en los géneros de *Castaneoideae,* y en algunas especies de *Quercus* está representado por un mechón de pelos erectos simples. En las *Fagoideae,* un pistilodio puede existir en las flores de *Nothofagus antarctica* (G. Forster) Oersted (*cf.* Melville, 1963: 39).

Flores femeninas. Todas las cúpulas se hallan subtendidas por una bráctea, y no hay bractéolas tectrices discernibles. Tampoco existen brácteas que circunden individualmente cada una de las flores. Las flores son siempre sésiles, y su número, así como las cúpulas, son bastante variables y se analizan más adelante.

El periantio [*Caldasia 12* (60): 525, lám. III. f] consta de 6 lóbulos, de los cuales los 3 mayores presentan carina longitudinal y corresponden a las tres costillas de la glande y los 3 menores, intercalados entre los anteriores, corresponden a las 3 superficies de la glande. Tan sólo en un caso se halló un lóbulo menor supernumerario, dispuesto, junto con otro, en uno de los espacios entre los lóbulos mayores.

En las flores femeninas el ovario es triquetro, oval-subtriangular; ocasionalmente el número de estilodios se reduce de 3 a 2 (1 en un caso), y el ovario se hace dígono.

La reducción del ovario a una condición dímera se aprecia normalmente en las flores femeninas centrales de la cúpula de *Nothofagus*, y se ha sugerido que en este género (o su antecesor) las flores terminales de las cimas fuesen dímeras (*cf.* Van Steenis, 1953: 310, fig. 1), y en las especies de la subsección *Bipartitae*, cuyas inflorescencias femeninas constan de 1-3 flores, los ovarios son bicarpelares, hay 2 estilodios connados proximalmente y el fruto es comprimido (Van Steenis, 1953: 338, 340 *et seqq.;* Van Steenis *in* Soepadmo, 1972: 280). No se observó correlación entre la dimería del gineceo y la posición de las flores dentro de las cúpulas en *T. excelsa*, pero las observaciones al respecto resultan escasas.

En *T. excelsa* se puede distinguir dos tipos de flores femeninas: 1) flores con 3-4 estaminodios diminutos [*Caldasia 12* (60): 525, lám. III. f, g], con anteras triangulares no funcionales, básicamente opuestos a los lóbulos menores del periantio. En *T. verticillata* hay 6 estaminodios más desarrollados que en *T. excelsa,* aun cuando más cortos que los lóbulos del periantio (*cf.* Forman, 1964: 385, fig. 2.4), y en *T. doichangensis* los estaminodios son igualmente 6, poliníferos y abreviados o exsertos (*cf.* Forman, 1964: 387, fig. 3.6).

2) Flores con estambres más numerosos y poliníferos [*Caldasia 12* (60): 525, lám. III. h]. Esta condición se halló en un fruto desarrollado (probablemente con semillas), en el cual persistía el androceo, el periantio constaba de 6 lóbulos, el ovario era trígono y había 3 estilodios. El androceo estaba representado por 10 estambres con filamento muy corto, anteras normales y poliníferas (dehiscencia y contenido de polen comprobados), de los cuales 3 eran opuestos a los lóbulos mayores del periantio, 6 opuestos por pares a los lóbulos menores de éste (con otro estambre adicional situado frente a uno de dichos lóbulos) y además había 3 estaminodios con antera triangular, no funcionales, alternando con los lóbulos del periantio y probablemente en una posición ligeramente más externa que los demás elementos del androceo.

El número, disposición y frecuencia de los estaminodios de este caso permiten algunas interesantes deducciones acerca de la posible composición del androceo ancestral de *Trigonobalanus*. La fórmula en el antecesor de *Trigonobalanus* habría sido: 3 piezas opuestas a cada lóbulo menor del periantio (total = 9), 1 pieza opuesta a cada lóbulo mayor del periantio (total = 3), y dos piezas (¿más externas?) igualmente opuestas a cada lóbulo mayor del periantio (total = 6), para un gran total de 18 piezas (¿dispuestas en 2 verticilos?).

De conformidad con las anteriores apreciaciones, la reducción del androceo en las flores femeninas habría inicialmente avanzado con la desaparición de los estambres (o estaminodios) opuestos a los lóbulos mayores del periantio y luego con la pérdida de aquellos opuestos a los lóbulos menores del periantio [persistiendo 2 por lóbulo en *Trigonobalanus doichangensis* y en *T. verticillata* y 1 (-2) en *T. excelsa*]. Esta hipótesis requiere verificación, pero es llamativo que 18 estambres sea un número que cabe dentro de la variabilidad observable en *Castanea, Fagus* y *Nothofagus*.

Finalmente, las flores femeninas descritas e ilustradas para *T. verticillata* (*cf.* Forman, 1964: 385, fig. 1.4; Soepadmo, 1972: fig. 36. c) presentan el hipanto (con ovario ínfero adnato) obpiramidal triquetro, con base truncada, de 0.5 mm de longitud, o sea subigual a los segmentos del periantio, en tanto que el perfil lateral de las glandes es oval subtriangular (Forman, 1964: 385, fig. 2.7; Soepadmo, 1972: 403, fig. 36. f), por lo cual se asemeja al de *T. excelsa*. En *T. doichangensis* el hipanto es triquetro, decididamente oval subtriangular, más o menos ancho, estrechado apicalmente, o ampliamente oblongo (aspecto lateral) y mide 2 mm de longitud, mientras que en los lóbulos del periantio esta dimensión es de 0.75 mm, o sea un poco menos de ⅓ de la primera, y la forma del hipanto es semejante a la de la glande. También en *T. excelsa* la forma del hipanto es similar a la de la glande, triquetra, oval, subtriangular, y aquél mide 2 mm de longitud y los lóbulos del periantio alcanzan 0.7-1.0 mm. La notable abreviación del hipanto de las flores femeninas descritas para *T. verticillata*, con respecto a los estilodios y a los lóbulos del periantio, así como la profunda diferencia con los frutos maduros, insinúan la posibilidad de que no se trate de las flores femeninas normales de la especie, sino de flores con filamentos estaminales cortos, en las cuales se acusa una marcada reducción del ovario, no así de los estilodios.

VARIABILIDAD DE LAS CÚPULAS Y GLANDES EN TRIGONOBALANUS EXCELSA.

Dada la cuantiosa amplitud de la variabilidad observada en cuanto a la composición de las cúpulas de esta especie, resulta interesante su análisis e interpretación conforme al modelo evolutivo formulado por Forman (1966-a; *vide etiam* 1964: 390-391) para las inflorescencias femeninas de las *Fagaceae*.

Según el citado modelo, la primitiva cúpula resultó de una címula triflora, en la cual cada flor presentaba un involucro con 3 brácteas, quedando así 5 brácteas o lóbulos periféricos y dos pares que a cada lado separaban a manera de tabique la flor central de las dos laterales. Dado que, según Forman, el hipantio primitivo era triquetro, el conjunto resultante tuvo un contorno trapezoideo, y la bráctea periférica adaxial correspondía a la flor central.

Dentro de este modelo evolutivo, la siguiente etapa corresponde a la simplificación de los "tabiques" dobles, los cuales pasan a ser sencillos, quedando cada uno de ellos formado por un lóbulo involucral. Esta etapa se halla representada en el género *Chrysolepis*. En las cúpulas de *T. verticillata* ocasionales lóbulos rudimentarios lineales se hallan en la cúpula, dispuestos en los espacios entre las glandes (Forman, 1964: 385) como vestigios de los lóbulos involucrales que inicialmente separaban entre sí las flores. En ambas especies paleotropicales de *Trigonobalanus* hay superposición en cuanto al número de lóbulos involucrales y al número de flores de las cúpulas, y según Soepadmo (1972: 403), en *T. verticillata* el número de lóbulos varía entre 3 y 12, y el de glandes entre 1 y 10. En *T. excelsa* la variabilidad es aún mayor, puesto que estas cifras son respectivamente de 3-19 y 1-27 (véase tabla I).

Del modelo postulado por Forman se deducen las siguientes consecuencias:

a) Cuando el número de glandes (o de flores) por cúpula sea de 1 o de 3, a estas cifras respectivamente corresponderán 3 o 5 lóbulos involucrales en la cúpula, y los números guardarán entre sí una estrecha correlación directa. En *T. excelsa,* de 26 cúpulas estudiadas, hay 16 que tienen de 1 a 3 glandes (una de ellas con 2 glandes y 5 lóbulos involucrales) y cuyo número de lóbulos involucrales varía entre 3 y 7. El número de lóbulos involucrales en las cúpulas unifloras es de 4 ($N = 2$) y de 3 ($N = 1$), y en las cúpulas trifloras de 5 ($N = 7$), 6 ($N = 4$) y 7 ($N = 1$), o sea que la concordancia *a priori* esperada aparece apenas en el 37.50% de los casos, y el coeficiente de correlación es de 0.599 ($N = 16$; $P < 0.001$), que, aun cuando estadísticamente significativo, indica que la correlación esperada no tiende a cumplirse en el 64.05% de los casos.

El indeterminismo aparente observado entre estos caracteres puede deberse a la agregación de cúpulas trifloras y 5-lobuladas (¿o unifloras trilobadas?), que a su vez pueden reducirse; a la fusión de lóbulos periféricos o a la aparición de fisuras o particiones accesorias en el involucro por la presión que las glandes ejerzan hacia el exterior a medida que en ellos hay un incremento diamétrico antes de la madurez.

b) Cuando el número de flores por cúpula es mayor de 3, tenderá a ajustarse a una serie de múltiplos de 3 (6, 9, 12, ... 27), indicando la presunta fusión de 2, 3, 4, ... 9, etc., cúpulas trifloras. De 9 cúpulas estudiadas con más de 3 flores (o glandes), tan sólo una se ciñe a un múltiplo de 3 y presenta 27 balanos, lo cual indica que de cumplirse la hipótesis, hay mucha variabilidad que oculta la tendencia fundamental. Para estas 9 cúpulas la correlación entre el número de flores y el de lóbulos involucrales es de 0.423 y no es significativa estadísticamente, implicando que el indeterminismo asciende al 82.11% de los casos. La correlación entre estos valores para el total de los casos analizados es de 0.494 ($P < 0.001$) con un indeterminismo del 75.59%. En el caso de 19 lóbulos, éstos son bastante irregulares.

c) La forma de las cúpulas (en sección transversal) variará desde trapezoidal en las trifloras y con 5 lóbulos involucrales, hasta subtriangular, como resultado de la reducción del par de flores laterales en las unifloras con involucro trilobado. Por tanto, debe haber una correlación general entre la forma de la cúpula, el número de flores y el de lóbulos involucrales. La correlación entre los diámetros (radial y bilateral) de las cúpulas es de 0.4616 ($P < 0.001$), lo cual implica que en el 76.89% de los casos los diámetros no guardan correlación entre sí. Ninguno de los coeficientes de correlación calculados entre el número de flores (o de glandes) y el número de lóbulos involucrales, con los diámetros de la cúpula, alcanza a tener significación estadística. La variancia del diámetro bilateral de la cúpula es significativamente mayor que la del diámetro radial de la misma, indicando que el diámetro radial tiende a ser más constante y el bilateral más variable como resultado del número de flores o de glandes y del grado de reducción de éstos.

Para las 26 cúpulas se calculó un índice diamétrico (diámetro radial × 100/diámetro bilateral) de la cúpula, el cual oscila entre 43.50 y 100.00, con un promedio de 66.88 ± 2.416 y un coeficiente de variación de 18.42. Las correlaciones de este índice con el número de glandes ($r = -0.347$) y con el de lóbulos involucrales ($r = -0.391$) son negativas y significativas ($P < 0.005$), y denotan que a medida que disminuye proporcionalmente el diámetro bilateral de la cúpula tiende a disminuir el número de glandes y de lóbulos involucrales, como corolario del modelo de Forman. Sin embargo, este índice, al hacerse constante, no altera significativamente la correlación entre la cantidad de glandes y de lóbulos involucrales ($r = 0.958$, $P < 0.001$).

La cúpula con 27 glandes y 19 lóbulos involucrales era la más proximal de la primera ramificación del raquis primario de una panícula. El número de glandes y el contexto de la información presentada en este artículo insinúa que la sinflorescencia femenina ancestral de *Trigonobalanus* haya sido una panícula con ramificaciones hasta de tercer orden, rematadas por sendos dicasios trifloros, y en el caso de dicha cúpula, ésta pueda representar la agregación de 9 címulas trifloras (o más, si hubo incorporación de címulas ya reducidas) dispuestas en un eje de tercer orden.

Las glandes son muy variables en sus dimensiones (véase tabla II), y debido a la posición apretada que ocupan en las cúpulas hay una gran asimetría entre los diámetros. En un solo caso los valores de B y C fueron iguales 0.87 mm. La única correlación significativa encontrada entre sus dimensiones fue entre los diámetros menores C y E ($r = 0.831$, $P < 0.001$), y entre los diámetros mayores (B y log. D, $r = 0.495$, $P > 0.05$); la correlación es apreciable pero no significativa, lo cual denota el efecto de la compresión mutua de las glandes contiguas durante el crecimiento.

TABLA I

Variabilidad en 26 cúpulas de *Trigonobalanus excelsa:* $X =$ número de balanos por cúpula, Y: número de lóbulos involucrales, $W =$ diámetro radial de la cúpula y Z: diámetro bilateral. $V =$ límite de variabilidad observada, M = media o promedio aritmético ± error "standard", S = desviación "standard" de la serie y CV = coeficiente de variación.

	X	*Y*	*W*	*Z*
V	1-27	3-19	7.0-15.0	8.2-26.5
M	4.42 ± 0.957	6.23 ± 0.574	10.70 ± 0.417	16.45 ± 1.155
Moda	3	5	9.54	17.33
Mediana	3	5.50	10.20	16.95
S	4.684	2.93	2.13	5.89
CV	110.42	47.02	19.90	35.80

TABLA II

Variabilidad mensural en 15 glandes de *Trigonobalanus excelsa:* A: longitud del balano, B: diámetro máximo del balano, C: diámetro menor del fruto tomado a nivel de B, D: diámetro máximo de la base y E: diámetro menor de la base. Otras abreviaturas como en la tabla I.

	A	*B*	*C*	*D*	*E*
V	8.0-11.7	5.8-9.7	4.3-8.7	3.6-6.9	2.0-5.5
M	10.50 ± 1.95	7.686 ± 0.289	5.966 ± 0.291	4.960 ± 0.281	3.693 ± 0.227
Moda	11.5	7.68	6.28	3.99	3.43
Mediana	10.5	7.60	6.0	4.20	3.70
S	4.631	1.119	1.13	1.088	0.880
CV	44.105	14.560	18.937	12.931	23.835

APUNTACIONES SOBRE LA ANATOMÍA DE TRIGONOBALANUS EXCELSA.

Con el objeto de realizar comparaciones más detalladas, de la colección paratípica se hicieron preparaciones para examen microscópico del leño, del pecíolo y de la lámina foliar (secciones transversales), así como del pericarpio (sección transversal).

Leño. Anillos de crecimiento ausentes. Vasos solitarios (excepcionalmente en pares radiales), no dispuestos conforme a un diseño dendrítico, aproximadamente 2 por mm^2. Pared de los vasos con punteaduras simples (sin reborde), orientadas transversal u oblicuamente. Tílides presentes. Traqueidas apotraqueales. Parénquima exclusivamente apotraqueal. Medula (en las ramillas) subcircular en sección. Solamente se observan radios uniseriados de parénquima medular. Las fibras guardan una disposición recta y se disponen en filas simples que alternan con sendas hileras de parénquima medular o en varias hileras (por lo general 9). Cristales aparentemente ausentes. Tanto el leño como el súber se tiñen intensamente de negro en contacto con sulfato de hierro, evidenciando la presencia de cantidades apreciables de tanino.

En términos generales, las características anatómicas del leño de *Trigonobalanus excelsa* coinciden con las reseñadas por Cutler (1964: 400-403; Cutler *in* Forman & Cutler; 1967: 388) para las otras especies del género pero existen algunas diferencias que resultan significativas, puesto que denotan mayor afinidad de esta especie con las *Fagoideae* y con *Castanea* y *Castaneopsis*. En su estudio Cutler (1964) halló que por su anatomía el leño de *T. doichangensis, T. verticillata, Lithocarpus* (10 especies examinadas) y *Quercus* no es distinguible a nivel genérico, pero estos géneros colectivamente difieren de las *Fagoideae* y de los géneros *Castanea* y *Castaneopsis* por algunas características, que precisamente alinean a *T. excelsa* con estos últimos *taxa*. Tales son: 1) los vasos solitarios tienen una disposición dendrítica en *Lithocarpus, Quercus, T. doichangensis* y *T. verticillata* y difusa en *T. excelsa, Fagoideae, Castanea* y *Castaneopsis;* 2) radios uniseriados y multiseriados en *Lithocarpus, Quercus, T. doichangensis* y *T. verticillata,* al igual que en *Fagus (cf.* Van Steenis, 1953: 327), uniseriados en *Nothofagus* (en algunas especies multiseriados), y uniseriados en *T. excelsa, Castanea* y *Castaneopsis;* 3) parénquima dispuesto en bandas concéntricas alrededor de los vasos en *Lithocarpus, Quercus, T. doichangensis* y *T. verticillata,* no así en *T. excelsa, Castanea, Castaneopsis* y las *Fagoideae,* y 4) punteaduras de los vasos areoladas en *Lithocarpus, Quercus, T. doichangensis* y *T. verticillata,* así como en *Fagus (cf.* Van Steenis, 1953: 327), y no areoladas en *T. excelsa, Castanea, Castaneopsis* y *Nothofagus.* Además las perforaciones de la pared de los vasos se hallan transversal u oblicuamente dispuestas en *T. excelsa,* al igual que en *Lithocarpus* y algunas especies de *Quercus,* en lugar de ser longitudinales como en *T. doichangensis* y *T. verticillata,* pero esta característica es tan variable que en *Q. coccifera* la disposición cambia desde horizontal hasta vertical *(cf.* Cutler, 1964: tab. 2).

Pecíolo (lám. I. A). En sección transversal practicada en la porción distal del pecíolo se observan los siguientes elementos: 1) epidermis constituida por una simple capa de células con paredes muy engrosadas y cutícula poco manifiesta, con abundantes tricomas unicelulares subulares (tipo 2 de Cutler, 1964: fig. 1, descrito para *Trigonobalanus verticillata),* tricomas glandulares pluricelulares uniseriados no ramificados ni capitados (similares al tipo 6 descrito para *T. doichangensis* por Cutler, 1964: fig. 1), y glándulas subcirculares diminutas con una depresión redondeada circundada por unas 6 células. Estas glándulas no fueron señaladas por Cutler (1964) para *Trigonobalanus;* 2) una capa de súber bien marcada, con el colorido típico de este tejido, formada por 6 estratos de células; 3) parénquima con unos 10 estratos de células, y con células esclerenquimáticas aisladas; 4) esclerénquima formando una capa involuta (similar a la ilustrada para *T. doichangensis* por Cutler, 1964: fig. 2.6), cuya discontinuidad medial adaxial está ocupada por xilema; interiormente el esclerénquima es seguido por una capa de floema, y ésta, a su vez, por otra de xilema, quedando un espacio central ocupado por parénquima y pueden existir algunos haces de floema más o menos aislados entre sí (véase lám. I. A). No se observaron cristales. La estructura general es bastante similar a la hallada en *T. doichangensis (vide* Cutler, 1964: 406, fig. 2.6) y difiere principalmente de la correspondiente a *T. verticillata (cf.* Cutler, 1964: fig. 2.3), porque en esta última especie el esclerénquima constituye una envoltura completa de contorno transversalmente romboideo con una emarginación medial adaxial, que circunda el conjunto del floema y xilema, así como el parénquima central.

Costa o nervio medio (lám. I. B). En secuencia adaxial-abaxial se distinguen los siguientes componentes: 1) epidermis adaxial con una gruesa cutícula, y tricomas escasos, generalmente del tipo 6 *(ut supra);* 2) colénquima formado por 5 estratos celulares; 3) parénquima representado por 7 estratos de células redondeadas o hexagonales, con espacios intercelulares; 4) una capa de esclerénquima con unos 6 estratos celulares; 5) una capa de floema, a veces interrumpida por células esclerenquimáticas; 6) xilema representado por unos 21 estratos celulares; 7) floema interno, dentro del cual aparecen células xilemáticas o en forma de tubo; 8) epidermis adaxial con tricomas.

Lámina foliar (s.s.) (lám. I. B). Consta de los siguientes tejidos: 1) epidermis adaxial uniestratificada (a veces se observa un segundo estrato de células), con cutícula engrosada; 2) parénquima en empalizada formado por 2 estratos de células alargadas, de las cuales son más cortas las del estrato más interno; 3) parénquima esponjoso con células desiguales más o menos redon-

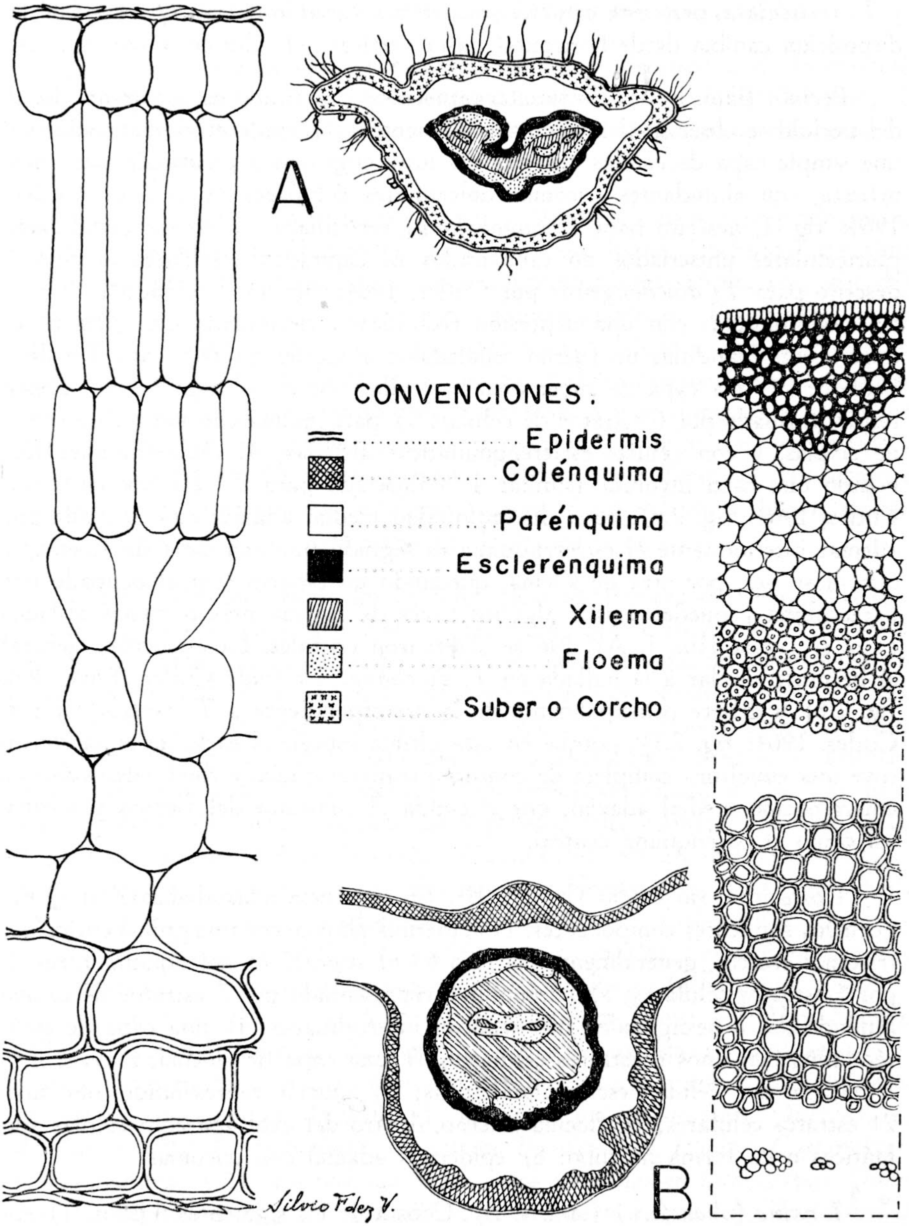
A
CONVENCIONES.
═ Epidermis
▩ Colénquima
☐ Parénquima
■ Esclerénquima
▨ Xilema
░ Floema
⊠ Suber o Corcho
B
Silvio Fdez V.

LÁMINA I. Secciones transversales de la hoja de *Triginobalanus excelsa* G. Lozano C., J. Hdz. C. & Henao. A) Corte transversal del pecíolo. B) Corte transversal de la lámina; a la derecha de la figura, detalle del nervio medio o costa; a la izquierda, detalle de la sección laminar.

deadas; 4) epidermis abaxial con cutícula engrosada. No hay hipodermis diferenciada (presente en *T. verticillata)*, ni drusas (que son abundantes en las otras dos especies de *Trigonobalanus,* según Cutler, 1964: 405, 406). Los estomas son similares a los descritos ya en *Trigonobalanus* e igualmente localizados solamente en el envés.

Pericarpio (lám. II). Se colorea de negro en contacto con el sulfato de hierro, denotando la existencia de tanino. El pericarpio de *T. excelsa* histológicamente muestra afinidad únicamente con el de *Fagus sylvatica* y *Trigonobalanus verticillata* a juzgar por los caracteres reseñados por Soepadmo (1968: 369, figs. 3-5) para las *Fagaceae.* En el corte se aprecian de fuera hacia adentro: 1) epidermis externa engrosada (similar a la de *Fagus* y *T. verticillata)* y con tricomas; 2) una gruesa capa de colénquima (ésta es gruesa

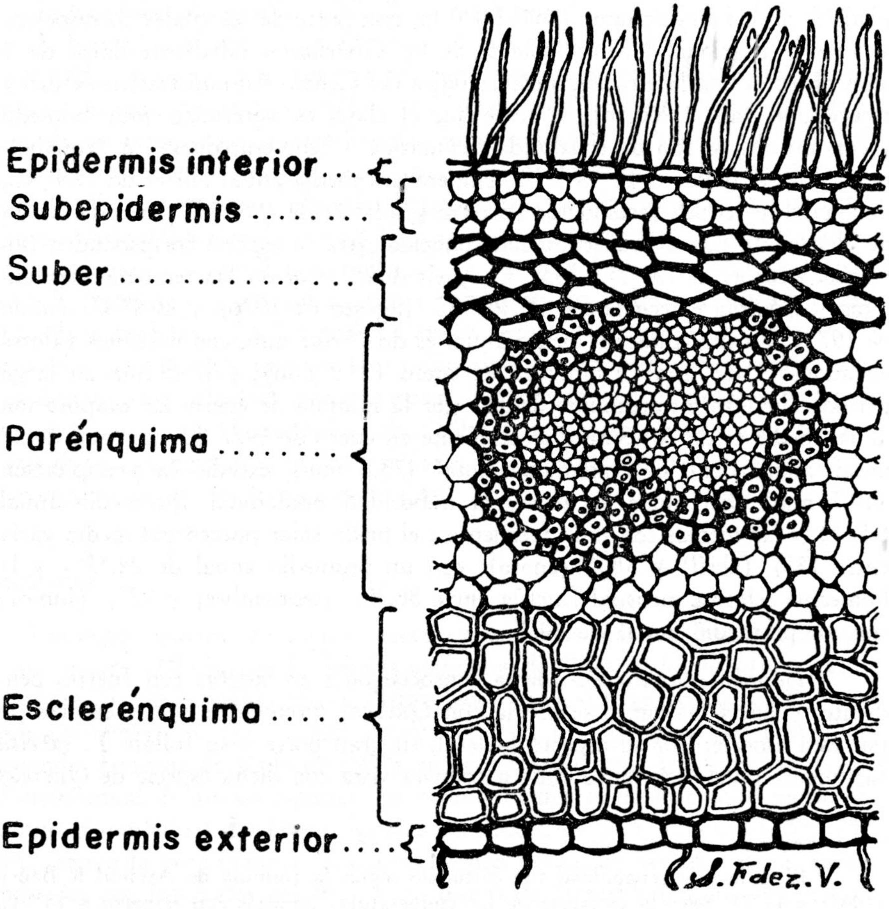

LÁMINA II. Sección transversal del pericarpio de *T. excelsa.*

en *Fagus* y comparativamente delgada en *T. verticillata)*; 3) una capa de parénquima (similar al de *T. verticillata* pero más delgada y con las haces dispuestos hacia el endocarpio y no subyacentes al colénquima, cuyas células no son comprimidas en sentido radial como en *Fagus)*; 4) una capa delgada de súber de tonalidad rojiza que parece faltar en los restantes géneros; 5) una capa de hipodermis formada por 2-3 estratos celulares (similar a la de *Fagus sylvatica*, no bien diferenciada en *T. verticillata)*, y 6) epidermis interna con largos tricomas.

OBSERVACIONES VARIAS.

Trigonobalanus excelsa es conocido solamente del alto valle del río Suaza, en bosques (micro-) mesófilos, esclerófilos, higrofíticos del piso térmico templado a elevaciones de unos 1.500-2.000 m, una parte de los cuales corresponde al Parque Nacional Natural Cueva de los Guácharos. Mediante datos de 3 años obtenidos en la estación meteorológica del Centro Administrativo de dicha reservación (alt. 1.960 m), se tiene que el clima es isotérmico, muy húmedo y con un alto grado de ecuabilidad climática ("temperatedness" o "equability"), pues el índice es de 79 [1]. La temperatura media anual allí es de 15.4° C., de lo cual se deduce (asumiendo un termogradiente de -0.66° C. por cada 100 m de elevación) que a la distribución conocida para la especie corresponden isotermas anuales de *ca.* 15.1-18.2° C., y en dicha estación las temperaturas mínima y máxima extremas son de 9.6° C. (agosto de 1976) y 26.4° C. (junio de 1975). La precipitación media anual es de 2996.1 mm, con máximos valores en mayo (416.8 mm) y mínimos en enero (94.2 mm), y se define un largo período lluvioso interrumpido apenas por la mínima de enero. La evaporación anual media es de 701.8 mm, y solamente en enero de 1977 (de un total de 27 meses analizados) la evaporación total (73.8 mm) excedió la precipitación (19.7 mm). En todos los meses la nubosidad predomina (promedio anual 6.5/8) y las nieblas son muy frecuentes; el brillo solar porcentual medio varía entre 18% (abril) y 38% (enero), con un promedio anual de 24.12% y la humedad relativa mensual fluctúa entre 86.3% (septiembre) y 92% (junio), con un promedio anual de 89.2%.

Trigonobalanus excelsa forma consociaciones en laderas con fuertes pendientes y hacia las cimas se asocia con *Quercus humboldtii* o es reemplazado por esta especie. Por su aspecto general, su gran porte y su follaje *T. excelsa* fácilmente puede ser confundido a primera vista con dicha especie de *Quercus* y ello, unido a no haberse detectado material fértil, explica por qué una especie tan llamativa no haya sido descubierta con anterioridad.

---

[1] El índice de ecuabilidad fue calculado según la fórmula de Axelrod & Bailey (1968: nota 1), pero la variancia de las temperaturas horarias con respecto a 14° C. se estimó a partir de los promedios mensuales para las 07 y 13 horas.

Por la dureza y peso de su madera, rara vez se utiliza esta especie en la región, sin embargo, se hiende fácilmente y por esta razón se la prefiere para obtener "astillas" (tablillas cuadrangulares de madera sin pulimento) que se emplean para techar, las cuales tienen considerable duración expuestas al aire libre.

En la especie se comprueba rebrote a partir de tocones, así como brotes sobolíferos a partir de las raíces, pero no se producen chupones desde la base del tronco como los descritos en *Trigonobalanus verticillata* por Corner *(in* Forman, 1964: 385) e ilustrados por Soepadmo (1972: fig. 37).

Se ha observado que las plántulas y brinzales de *T. excelsa* tienen preferencias heliófilas al igual que en *Quercus humboldtii* y que la propagación por semilla es abundante, aun cuando una porción apreciable de los frutos examinados eran vanos. Las semillas son comestibles y cuando crudas su sabor recuerda un tanto el de las semillas del "pino piñonero" *(Pinus pinaster)* y el del maní ligeramente tostado. Los frutos son consumidos por la "paloma collareja" *(Columba fasciata albilinea* Bonaparte) y por la "lora perica maicera" [*Pionus chalcopterus chalcopterus* (Fraser)], y probablemente por otras aves, ardillas [*Sciurus granatensis candelensis* (J. A. Allen) y *Microsciurus p. pucheranii* (Fitzinger)] que comúnmente consumen los frutos de *Quercus*, así como otros roedores y los "zaínos" [*Tayassu tajacu* (Linnaeus)] y "cafuches" *Tayassu pecari* (Link), una vez han caído al suelo. Posiblemente la dispersión tiene lugar principalmente por barocoria, favorecida por el desprendimiento de frutos por acción de animales arborícolas frugívoros, y algún acarreo por breves distancias de frutos caídos por parte de animales o debido a la escorrentía como consecuencia de fuertes lluvias.

FENOLOGÍA.

Las observaciones fenológicas fueron practicadas quincenalmente por uno de los autores (J.H.S.) en 10 árboles marcados de *Quercus humboldtii* y otros tantos de *Trigonobalanus excelsa*, distanciados entre sí y seleccionados al azar, desde septiembre de 1978 y aún prosiguen. Con los últimos datos obtenidos (segunda quincena de junio de 1979) se hace posible tener una idea completa del ciclo anual de ambas especies. La cuantificación se ha intentado según la intensidad individual del fenómeno con una escala de 0-25, 25-50, 50-75 y 75-100%, según la proporción afectada de la copa del árbol; las frecuencias están graduadas con intervalos del 10% y un índice de intensidad resulta de sumar los productos de las intensidades individuales multiplicados por las frecuencias y de dividir los totales por 100. Obviamente las cifras obtenidas deben tomarse con carácter de aproximaciones.

Período de reposo reproductivo. En *Q. humboldtii* este período apenas estaría limitado a enero, febrero y comienzos de marzo, cuando sobreviene la defoliación, ya que el desarrollo de nuevos brotes y de nuevas hojas es en su mayor parte coetáneo con la floración.

En *T. excelsa,* una vez adquirido el nuevo follaje hacia mayo, junio y julio, transcurre un período hasta finales de agosto cuando se inicia la floración.

Pérdida del follaje. En *Quercus humboldtii* se inicia la caída del follaje en la primera quincena de enero y el proceso termina en la primera quincena de abril, cuando se observan los últimos árboles defoliados. La defoliación por entonces es total. Durante el período de observación se comprobó una nueva caída de follaje en la segunda quincena de mayo con una intensidad del 10% (40% de los árboles), en la primera quincena de junio con intensidad del 15% (60% de los árboles) y en la segunda quincena de junio con intensidad hasta del 17.5% (70% de los árboles).

En *Trigonobalanus excelsa* hay pérdida apreciable del follaje, pero ésta es menos intensa que en *Q. humboldtii.* El proceso se observó en la segunda quincena de septiembre en la parte alta de las copas de los árboles y afecta menos del 25% del follaje. En la primera quincena de febrero se observó una reducida pérdida de follaje en el 20% de individuos, que alcanza una intensidad hasta del 25% en el 80% de los árboles en la segunda quincena de marzo; en la primera quincena de mayo en el 40% de los árboles hay señales de defoliación en pequeña cantidad, pero ya en un 70% de éstos hay brote de nuevo follaje; para la segunda quincena de este mes la defoliación es del 25% pero afecta al 80% de los árboles, y en junio disminuye en intensidad (10% y 7.5%), afectando el 30% de los árboles. Esta pérdida de follaje no es cuantiosa; los árboles no pierden su aspecto sempervirente, y no es preferencial sobre determinados sectores de las copas, pero sí más pronunciada en los árboles que tienen mayor exposición al viento.

En *Q. humboldtii* el follaje antes de desprenderse se va tornando amarillento rojizo, lo cual no se observa en *T. excelsa.* El follaje tierno en desarrollo tiene un tinte oliváceo matizado de rojizo (¿presencia de antocianos?) en *Q. humbolditii* pero en *T. excelsa* es amarillento.

La pérdida total del follaje en *Q. humboldtii* se opera durante meses, que se sobreponen con el invierno astronómico, y con el período de menor lluviosidad y de mayor brillo solar porcentual dentro del régimen climático local, y los datos obtenidos muestran una segunda defoliación de menor intensidad durante el período de floración. Con todo, *a priori,* la harmonía de factores climáticos aparentemente sugiere que la caída del follaje sea un proceso endógeno, adquirido como adaptación tropófila por los antecesores de la especie. El colorido rojizo del follaje tierno puede constituir una adaptación protectora contra la mayor intensidad de la radiación solar en los lugares más elevados y, si efectivamente corresponde a la presencia de antocianos, podría ser una respuesta adaptativa ante temperaturas bajas. Por contraste, la escasa defoliación de *T. excelsa* coincide con las condiciones climáticas regionales, e implica, junto con la pérdida de pérulas y la falta de coloración (¿protectora?) de las hojas tiernas, que su estirpe ancestral pudo originarse en áreas con macroclima relativamente poco variable a través del año.

Brotes nuevos y adquisición de nuevo follaje. Este proceso se sobrepone al de la defoliación en ambas especies. En *Q. humboldtii* aparece ya desde la primera quincena de marzo y en la segunda quincena de junio el 50% de los árboles todavía tienen follaje tierno. En *T. excelsa* se evidencia durante la segunda quincena de marzo en muy pocos árboles, pero ya en la primera quincena de mayo afecta al 70% de éstos, y en las tres siguientes quincenas afecta respectivamente el 40%, 90% y 30%, terminando verosímilmente en el mes de julio.

La sobreposición entre la temporada de caída del follaje y renovación del mismo, se ha citado para especies de los bosques caducifolios de América del Norte, tales como *Quercus nigra, Quercus virginiana* y *Magnolia grandiflora* (Jackson, 1978: 41-42).

Q. humboldtii difiere así de otras especies congenéricas de la zona templada del norte por carecer de un período de reposo fisiológico interpuesto entre la defoliación y la readquisición de nuevo follaje.

Floración. Este evento en *Q. humboldtii* se inicia en la segunda quincena de marzo y en la segunda quincena de junio la intensidad es apenas del 10% y viene así a coincidir fundamentalmente con la primavera astronómica, y con el incremento de lluvia local que alcanza su máximo en mayo. Las flores pueden llegar a la antesis antes de que las nuevas hojas completen su desarrollo.

Después del período de reposo reproductivo, en *T. excelsa* se inicia la floración hacia la segunda quincena de agosto, y es un proceso notablemente más prolongado que en *Q. humboldtii,* pues se extiende hasta la primera quincena de enero. En la primera quincena de septiembre ya el 80% de los árboles se hallan en flor con un índice de intensidad de 40-56%; en la segunda quincena de septiembre todos los árboles presentan flores y el índice de intensidad es de 70-100% y abundantes sinflorescencias masculinas caen al suelo; en la primera quince de octubre hasta un 25% de flores se hallan en capullo en el 80% de los árboles, y tienen flores abiertas los restantes; en la segunda quincena de octubre hay evidencias de fructificación y abundantes sinflorescencias masculinas caídas, pero el 80% de los árboles aún muestra flores abiertas con intensidades hasta del 25% y en la primera quincena de noviembre continúa mermando la floración, observada en el 40% de los árboles, con índice de intensidad del 10%. En diciembre se observó otra generación de flores en los mismos árboles; en la primera quincena el 60% de los árboles tuvo flores, con un índice de intensidad del 20%, pero apenas un 20% de flores había alcanzado la antesis; para la segunda quincena de diciembre el 80% de árboles tenían flores abiertas. Se desconoce la causa y significación de estos dos máximos sucesivos de floración y si éstos son de ocurrencia normal.

De cualquier manera, la floración de esta especie sobreviene durante el otoño y parte del invierno astronómico, lo cual puede implicar cierto ajuste adaptativo puesto que durante este período la cuantía de las lluvias va en descenso, y disminuye la cantidad relativa y absoluta de las lluvias entre las 07 y 13 horas (20.57% entre agosto y enero, *vs.* 33.05% entre febrero y julio), y no hay cambios marcados en cuanto al régimen de vientos ni de humedad relativa. Con todo, la intensidad de lluvias es elevada, y este factor, junto con la alta humedad relativa prevalente, pueden ser los factores causales del considerable número de frutos que se desarrolla sin producir semilla, por reducción en las oportunidades de polinización.

En *Fagus* y *Nothofagus* las fuertes lluvias son desfavorables para la polinización, y muchos frutos no desarrollan semillas, pero hay años con abundante producción de éstas (*cf.* Van Steenis, 1953: 312, 316; 1971: 70). Este fenómeno se observa también en las especies de *Nothofagus*, habitantes de las selvas nubladas carentes de períodos secos (Van Steenis, 1953: 314, 315, 316), y Licitis (cit. por Van Steenis, *ut supra*) halló en las especies neozelandesas de este género, que la liberación de polen resulta ser mayor en los días claros. Parece haber una estrategia diferente para la polinización entre *Trigonobalanus excelsa* y *Nothofagus*, pues en esta especie el período de floración no es muy breve, y las anteras no llegan al tamaño relativamente grande que alcanzan en *Nothofagus*.

Fructificación. En *Q. humboldtii* se inicia en la segunda mitad de mayo y los primeros frutos maduros comienzan a aparecer hacia la segunda quincena de septiembre; un mes más tarde ya son escasos los frutos inmaturos; en la primera quincena de noviembre aparecen los primeros frutos caídos y en la primera quincena de enero se han desprendido todos y se inicia la defoliación.

La fructificación de *T. excelsa* probablemente sobreviene hacia fines de octubre o comienzos de noviembre. Ya en la segunda quincena de diciembre el índice de intensidad es de 77.7%, en la primera quincena de enero asciende al 88.8% y en la segunda quincena del mismo mes alcanza el 100%, y el 66.6%

de los frutos se hallan maduros y por entonces se observa notable afluencia de aves que los consumen. Para la primera quincena de febrero ha culminado la madurez, pero hay una merma del 11.2% en la cantidad de frutos que persiste adherida a los árboles. En la segunda quincena de febrero se nota gran cantidad de frutos caídos y en la primera quincena de marzo queda aún un 16.6% de los frutos en los árboles.

De la información consignada se desprende que en *Q. humboldtii* existe un prolongado período de desarrollo de los frutos que se extiende desde finales de la primavera hasta comienzos del invierno astronómico, y durante los meses en que la cuantía mensual de la precipitación va en descenso. En *T. excelsa* el desarrollo de los frutos es notablemente más corto y tiene lugar durante el otoño y el invierno astronómicos, coincidiendo con la tendencia hacia la disminución de las lluvias, los meses más "secos" y el comienzo del incremento mensual de éstas.

La menor duración del período de desarrollo de los frutos aparentemente se correlaciona en *T. excelsa* con el menor tamaño de los frutos, el follaje esencialmente perenne y la existencia de un período de reposo reproductivo. Aun cuando en ambas especies la producción de renuevos coincide con la primavera astronómica, lo cual podría insinuar un estímulo fotoperiódico, dada la latitud geográfica (1° 35' N.) la oscilación en la longitud de los días resulta nimia, sin que por ahora pueda descartarse un estímulo exógeno, resultado de variaciones en la calidad de la luz según el ángulo de penetración de los rayos solares. Si se omite esta posibilidad, el carácter mésico del macroclima no revela ningún posible factor causal, o sea que el ritmo anual sería determinado por factores endógenos.

SIGNIFICACIÓN BIOGEOGRÁFICA DEL HALLAZGO DE TRIGONOBALANUS EXCELSA.

Mecanismos de dispersión.

El descubrimiento de *Trigonobalanus excelsa* extiende la distribución conocida de las *Trigonobalanoideae* desde Tailandia, Malaya (o Malaca) y las islas de Borneo y Célebes hasta los Andes intertropicales, denotando otro caso de distribución anfipacífica, que es compartida por un apreciable número de taxa vegetales (*vide* Thorne, 1973).

Ciertamente un diseño corográfico de esta índole sólo puede explicarse mediante procesos de dispersión efectivos para superar barreras oceánicas o mediante conexiones interinsulares o intercontinentales de tierras emergentes durante el pasado.

Las glandes o las semillas de las *Fagaceae* son objeto de consumo por un significativo número de especies de aves y mamíferos, pero no presentan eleosoma ni adaptaciones para la epizoocoria. También procesos de endozoocoria pueden ser descartados, restando solamente por considerar las posibilidades de diszoocoria, principalmente por especies tales como ardillas y diversas aves. Schuster (1950) ha señalado el transporte de varios miles de glandes de *Quercus* por el arrendajo europeo *(Garrulus glandarius* Linnaeus), incluso a distacias de algunos kilómetros. Una especie de pájaro carpintero *(Melanerpes formicivorus* Baird), cuya distribución en América Central y en Colombia es coincidente con la de especies de *Quercus,* acostumbra acumular glandes de este género, que inserta en sendas oquedades que con el pico excava en la corteza o en los troncos, así como en fisuras de la corteza y entre las epífitas, si bien este hábito no siempre es constante (Skutch, 1971: 32) y así probablemente es un agente de la diszoocoria de *Quercus.* Dicha especie de ave es conocida del área del Parque Nacional Cueva de los Guácharos, pero se desconoce si su dieta incluye también los glandes de *Trigonobalanus excelsa.* Con todo, el efecto de la diszoocoria como mecanismo de dispersión obviamente es bastante limitado en cuanto a su radio de acción, inclusive cuando especies de aves actúan como vectores.

Resulta instructivo reparar en los estudios realizados sobre la dispersión de *Nothofagus,* género cuyos glandes se asemejan mucho en forma y tamaño a los del género *Trigonobalanus (ca.* 5-16 mm long. x 2.5-10 mm diám., *vs.* 5-11; 4 mm long. x 2.5-9; 7 mm diám.), así como en las semillas con reservas oleíferas y la modalidad de germinación. Según Preest (1963) las glandes de *Nothofagus* pueden dispersarse por acción eólica a lo sumo dentro de un radio de unos 2-3 km, y según Holloway (1954) sus balanos y semillas no toleran dispersión por flotación en el mar pues prontamente se hunden, lo cual descarta igualmente las posibilidades de dispersión hidrocórica u oceonocórica. Con todo, para el caso de *Trigonobalanus* estas últimas posibilidades no pueden eliminarse de consideración para distancias comparativamente breves, pues frutos maduros de *T. excelsa* colocados en un recipiente con agua flotaron por más de 25 horas, después de lo cual fueron retirados al iniciarse la aparición de hongos. Este resultado no es exento de significación, puesto que implicaría la capacidad de transponer pequeñas barreras acuáticas; así, por ejemplo, una corriente con una velocidad de 2 nudos (= *ca.* 1 m/segundo) puede actuar como vector para el acarreo de un propágulo durante 25 horas por una distancia de más de 375 km, y así la hidrocoria sería potencialmente el proceso más significativo para dispersión a largas distancias en *Trigonobalanus,* si bien las distancias así recorridas resultan mínimas ante problemas de dispersión transoceánica de no existir islas dispuestas a manera de eslabones.

Todo lo anterior implica que la dispersión de la *Fagaceae* hubo de operarse mediante conexiones terrestres emergentes, como Van Steenis (1971: 74) planteó para *Nothofagus* o transponiendo barreras acuáticas comparativamente angostas, si bien por otra parte no hay evidencia geológica alguna que sustente la hipótesis de "puentes transpacíficos" en el pasado, salvo en relación con Beringia o con la Antártida.

Origen de las Fagaceae y de las Trigonobalanoideae.

El conjunto de la información disponible indica que las *Fagaceae* tuvieron su origen en Laurasia, y verosímilmente allí también ocurrió la diferenciación inicial de sus géneros. Según Darrah (1939: 161, 180), ya en el Cretácico Superior la familia se había esparcido por Eurasia, América, Antártida y Oceanía.

No obtante muchos de los registros fósiles atribuidos a esta familia demandan verificación en cuanto a su identificación, de lo cual puede resultar que su origen se remonte al Turoniano o al Cenomaniano, y en opinión de Raven & Axelrod (1974: 573-574) la presencia en el Maestrichtiano de un género tan diferenciado como *Nothofagus* sugiere para la familia una diferenciación a partir del Senoniano (hace unos 65-90 millones de años). También Van Steenis (1971: 85) considera que el origen de *Fagus* data del Cretácico Superior. Pese a las dudas que se han suscitado sobre la correcta identidad de numerosos registros fósiles, la incuestionable presencia de las *Fagoideae* (representadas por *Nothofagus)* en el Maestrichtiano, plantea motivos sobrados para suponer que varios de los registros publicados de *Castanea, Fagus* y *Quercus* para el Cretácico Superior de Eurasia, América del Norte y Groenlandia sean del todo correctos. Además el apreciable número de caracteres ancestrales que conservan las *Castaneoideae* y *Quercoideae,* induce a suponer que estas subfamilias se hayan originado en el Cretácico Superior, y la misma conclusión parece válida para las *Trigonobalanoideae* si se aceptan las interpretaciones sobre las relaciones filéticas de esta subfamilia que se consignan en el presente trabajo. De otra parte es pertinente observar que no se han identificado fósiles de *Trigonobalanoideae* del Cretácico Superior.

El Senoniano fue el período durante el cual comenzaron a manifestarse condiciones climáticas más favorables para la diferenciación de la biota de los climas templados. Estas condiciones continuaron acentuándose durante el Cretácico tardío (Santoniano, Campaniano y Maestrichtiano) cuando sobrevinieron levantamientos graduales de la corteza terrestre que drenaron mucho de los mares epéiricos y se incrementaron así las masas terrestres emergentes, lo cual se tradujo en la pérdida de ecuabilidad climática por el pronunciamiento de las oscilaciones estacionales de temperatura en las latitudes medias y altas, tanto que ya en el Maestrichtiano fue de 20° C. la diferencia entre las isotermas anuales del aire en las regiones ecuatoriales y las correspondientes a los polos (Axelrod & Bailey, 1968: 601-603).

De otra parte, la presencia generalizada de pérulas en las *Fagaceae* (salvo en *Trigonobalanus excelsa*) relacionada con un crecimiento de tipo articulado proléptico (ya discutido con anterioridad en la primera entrega de este opúsculo) parece indicar también que la familia se originó en regiones con clima templado, las cuales en el Cretácico Superior fueron más vastas en Laurasia que en latitudes meridionales, o bien en montañas con un régimen climático análogo al de latitudes más septentrionales. Empero, cuando se repara en el tipo de polinización, la evidencia indirecta puede parecer un tanto contradictoria con respecto a la anterior, pues tendería a favorecer la posibilidad de un origen en regiones con clima cálido, pero no desecha la oportunidad para un clima subtropical. Así el tipo plesiomorfo de sinflorescencia androgineoandra o masculina de las *Fagaceae* sería el erguido o semierguido con flores odoríferas que se ha conservado en las *Castaneoideae* y en *Trigonobalanus verticillata*, así como en *T. excelsa* (¿con flores inodoras?), y al cual corresponde presumiblemente una polinización entomógama (*cf.* Forman, 1964: 392)[1].

El tipo apomorfo sería la sinflorescencia masculina (siempre unisexual), péndula (muy reducida y semierguida o nutante en *Nothofagus*), con flores inodoras y polinización anemógama. Al menos en la mayoría de las *Fagaceae* las sinflorescencias femeninas, más o menos reducidas, son erectas o semierectas, y se hallan dispuestas en una posición más terminal dentro de las ramillas que las sinflorescencias masculinas, lo cual favorece la proterandria y la anemogamia. Y fue en las regiones templadas de Laurasia donde se originaron grupos tan característicamente anemógamos como las *Juglandaceae*, *Myricaceae*, *Salicaceae*, etc. (Heinrich & Raven, 1972). Aun cuando el viento es el vector principal de polinización en las zonas templadas y boreales, y la anemogamia es rara entre las especies arbóreas de los trópicos y subtrópicos húmedos, Ashton (1964; 1969) destacó que puede ser frecuente e incluso dominante en situaciones marginales o extremas, tales como orillas de ríos, cimas de montañas y turberas, y en tales situaciones hay condiciones más favorables para que el viento actúe como agente en la polinización, por contraposición con las condiciones en el interior de las selvas densas y con mayor número de especies. Agréguese a lo anterior que las *Fagaceae* son a menudo integrantes o dominantes del dosel arbóreo, y por tanto sus copas se hallan más expuestas a los vientos. El areal actual que en la zona templada del norte ocupan las *Fagaceae* con yemas peruladas y presuntas adaptaciones a la entomogamia, conduce a conciliar ambas alternativas y a suponer que a partir de antecesores que compartían estas características se produjo la diferenciación de la familia en regiones con clima templado.

---

[1] A pesar de las características usualmente interpretadas como adaptaciones para entomogamia, en *Castaneae* el principal vector polinizador es el viento y no son esenciales los insectos (Clapper, 1954).

En cuanto al centro de origen de las *Fagaceae*, es digno de notar que el mayor número de géneros vivientes de la familia se encuentra en el SE de Asia y en Indonesia, al oeste de la llamada *línea de Wallace;* están allí representadas tres subfamilias *(Castaneoideae, Quercoideae* y *Trigonobalanoideae)* y 6 de los 8 géneros conocidos (faltan *Fagus,* que aparece en los bosques de la zona templada de Asia, y *Nothofagus,* que por NW se extiende hasta Nueva Guinea). Este motivo indujo a Van Steenis (1971: 83) a dictaminar que la antigua "matriz" de las *Fagaceae* apareció dentro de un área que se extiende desde el sur de China hasta el este de Australia (Queensland). Dicha área es algo menos extendida hacia el norte que la postulada por Smith *(i. a.* 1973: 51 *et seqq.*, fig. 2) como centro de origen de las Angiospermas, y coincide en mucho con el área identificada por Takhtajan (1969) con la misma finalidad, que se extiende desde India (Assam) hasta las islas Fidji. Previamente Engler (1882: 96) había admitido un origen para las *Fagoideae* en Malaysia.

La única objeción substancial que puede oponerse por ahora a los planteamientos reseñados de Van Steenis, y por extensión a los de Smith y Takhtajan, consiste en que de dicho centro de origen habría que eliminar la porción situada al E de la llamada *línea de Lydekker,* debido a la discontinuidad de las placas tectónicas. La más reciente información prueba que la placa australiana (que comprende Australia, Nueva Guinea y Tasmania) apenas se aproximó al SE de Asia durante el Mioceno (Raven & Axelrod, 1972; Schuster, 1972), o sea en una fecha muy tardía. A falta de pruebas contrarias, el SE de Asia, incluyendo parte de Indonesia, puede aceptarse como centro de origen de las *Fagaceae* y, posiblemente, de las *Trigonobalanoideae,* durante el Cretácico Superior.

Posible ruta de dispersión de Trigonobalanus en América del Sur.

Por su limitadísima opción para dispersión oceanócora, las oportunidades de irrupción de las *Fagaceae* a la América del Sur han sido drásticamente impedidas por el aislamiento del subcontinente durante períodos muy prolongados.

Así, una ruta desde América del Norte por vía de América Central no ha sido viable sino apenas hace unos 5.7 millones de años a partir del Plioceno (véase el excelente resumen de Raven & Axelrod, 1974: 545-549) cuando se configuró el Istmo de Panamá, a pesar de la existencia desde antes del Oligoceno de una cadena de pequeñas islas volcánicas entre el NW de Colombia y Nicaragua *(vide i. a.* Dengo, 1969). Una ruta desde Africa hacia América del Sur habría sido posible hasta el Turoniano (Reyment, 1969), o hasta hace unos 90 millones de años durante el Cretácico Superior, cuando sobrevino la separación continental (Grant, 1971), o sea en una fecha demasiado temprana que descarta toda posibilidad para el paso de las *Fagaceae*. Raven & Axelrod (1972) admiten intercambios bióticos entre América del Sur y Australia por vía de la Antártida hasta hace unos 38 millones de años en el Oligoceno. Así, pues, conforme a las opciones posibles, según la deriva continental y factores cronológicos, admitiendo un origen laurásico para la familia, quedan por considerar dos rutas de acceso a la América del Sur, una ruta septentrional desde América del Norte a través de América Central, y otra meridional por vía de la Antártida.

En América del Norte se hallan representadas las *Fagaceae* por los géneros *Castanea, Chrysolepis, Fagus, Lithocarpus* y *Quercus,* y en América del Sur por *Nothofagus, Quercus* y *Trigonobalanus.* De los tres géneros sudamericanos solamente hay información paleontológica acerca de *Nothofagus* y *Quercus,* que representan dos cenocrones [1] muy diferenciados espacial y temporalmente.

Ruta septentrional (cenocrón plio-pleistocénico). Con respecto a América del Sur, *Quercus* representa un cenocrón plio-pleistocénico proveniente de América del Norte por vía de América Central. Este es el género más diversificado y con mayor areal de la familia; ocupa vastas áreas de los bosques de latifoliadas en la zona templada de Eurasia y América del Norte, y por el sur penetra hasta las montañas del norte de Africa (Argelia, Marruecos y Tunisia), donde ya se había establecido desde el Cuaternario temprano (Raven & Axelrod, 1974: 753), Indonesia (Borneo, Java y Sumatra), Filipinas (Palawán) y en América se extiende hasta Cuba y Colombia. En Colombia forma bosques extensos en donde actúa como dominante o codominante, en las tres cordilleras andinas; por el NE alcanza el Departamento de Norte de Santander pero sin penetrar hasta el macizo del Páramo de Tamá o del Táchira, y por el S su límite se sitúa en las inmediaciones del Aeropuerto de Pasto, al N de la ciudad epónima, en el Departamneto de Nariño, y curiosamente falta (al igual que *Alnus* y *Juglans)* en el macizo de la Sierra Nevada de Santa Marta. Datos de material fósil de *Quercus* existen para Alaska, Estados Unidos y Groenlandia del Cretácico Superior, lo cual sugiere que ya desde entonces el género fuese un elemento importante en los bosques planifolios de América del Norte.

---

[1] Cenocrón (o *caenochron)* "es un grupo o una comunidad animal o vegetal, cualquiera sea su origen, que se incorpora a una determinada área dentro de determinados límites del tiempo geológico" (Reig, 1962: 137).

La dispersión de las *Fagaceae* debió ocurrir inicialmente en dos direcciones: 1) desde el SE o E de Asia hacia el NE por la región de Bering hasta el W de América del Norte, con elementos de climas más fríos. Por entonces el paso de Bering se hallaba a unos 75° lat. N (McKenna, 1973), o sea a una latitud más septentrional que en la actualidad, y la porción occidental y noroccidental de América del Norte se hallaba separada del resto del continente por un mar epéirico ("North American Mid Continental Seaway") que existió hasta hace unos 60 millones de años (McKenna, 1973) en el Paleoceno. Kryshtofovich (1929, 1935), con base en macrofósiles vegetales, reconoció una unidad florística, la Provincia de Turgai, que se extendía por el centro de Siberia, al norte de Turquestán, Manchuria, el norte del Japón y la isla de Sakhalin, y se prolongaba hasta el NW de América del Norte. Dicha unidad se caracterizaba por una flora Arcto-Terciaria de clima templado, con elementos tales como *Alnus, Castanea, Fagus, Juglans* y *Quercus*. Estudios palinológicos han ratificado la existencia de esta provincia ya desde el Maestrichtiano (Müller, 1970; Wolfe, 1975).

2) Por otra ruta en dirección NWW hacia Europa. Correspondió a esta ruta una provincia florística que Kryshtofovich *(ut supra)* denominó región de Peltava, tipificada por su carácter mesófito, peremnifolio, tropical o subtropical, con elementos tan destacados como *Anona, Artocarpus, Cinnamomum, Ficus, Persea* y *Sabal,* la cual durante el Eoceno se extendía desde Inglaterra y Francia hasta Ukrania, y desde allí por el sur del Turquestán, la India, Indochina e Indonesia (Chaney, 1940). Con fundamento en estudios palinológicos (Müller, 1970; Wolfe, 1975), también esta provincia ha sido reconocida como una unidad diferenciada desde el Maestrichtiano, que se extendía hasta la porción oriental de América del Norte. Esta ruta tuvo gran importancia debido a que la placa tectónica europea (que incluye a Groenlandia) se hallaba conectada con el E de América del Norte, y esta conexión persistió hasta hace unos 49 millones de años en el Eoceno (McKenna, 1972). Con todo, existía una barrera marina epéirica entre Siberia y Europa, formada por el Mar de Obi y el Estrecho de Turgai, que conectaba el Mar de la Tethys con el Océano Glacial Artico, la cual desapareció durante el Oligoceno (McKenna, 1975).

Parece más verosímil suponer que el paso de las *Trigonobalanoideae* hacia América del Norte fuese por la segunda de estas rutas. En 1970 Mai reconoció algunas especies fósiles de *Trigonobalanus* de los bosques climáticos mesófitos, con dominio de *Fagaceae* y *Lauraceae,* que existieron en Europa desde el Eoceno Medio hasta el Mioceno Medio. Dicho autor asoció glandes y cúpulas con hojas previamente referidas a *Dryophyllum*. Forman (1964: 395) ya había llamado la atención hacia la probable identidad con *Trigonobalanus* de *Fagus succinea* Goeppert & Menge, basada en frutos trígonos con estigmas capitados, hallados en ámbar fósil eocénico (¿u oligocénico?) de la región del Báltico. Sin embargo, Forman *(in* Soepadmo, 1972: 403) ha cuestionado los resultados expuestos por Mai (1970).

En América del Norte durante el Terciario, a partir del Eoceno y debido a factores climáticos, elementos de estos bosques avanzaron progresivamente hacia el sur. Como resultado del levantamiento de las Montañas Rocosas y de México, junto con el desarrollo de la geoflora Madro-Terciaria adaptada hacia condiciones xéricas (Axelrod, 1952, 1958; Dorf, 1959), y así, por ejemplo, polen fósil[1] de *Alnus, Fagus, Myrica,* etc., se ha registrado del Mioceno Superior en Paraje Solo, cerca de Coatzacoalcos, Veracruz, México, y algunos granos de polen de *Alnus, Juglans* y *Myrica* han aparecido en el Mioceno de la formación Gatún de Panamá (Graham, 1973), pero la barrera marina entre Panamá y Colombia detuvo entonces su avance hacia el sur, no así en el caso de *Juglans* que ha sido señalado del Mioceno Terminal en Ecuador (Brown, 1946), donde pudo llegar quizás por su potencial hidrócoro, dada la flotabilidad de sus drupas. Este desplazamiento de la biota de climas más cálidos también se evidencia con la desaparición en el registro paleontológico de Estados Unidos de elementos "termófilos" de la herpetofauna *(cf.* Tihen, 1964; Savage, 1966: 754) que supone tendencias hacia enfriamiento y aridización.

El registro de polen del género *Fagus* en la formación San Sebastián del Oligoceno Superior de Puerto Rico (Graham & Jarzen, 1969) no implica necesariamente la presencia del género en dicha isla por entonces, puesto que puede ser resultado de acarreo a gran distancia. Más aún el género falta actualmente en las Antillas, y su representante más austral en América es *Fagus grandifolia* var. *mexicana* (Martínez) Little, endémico de los Estados mexicanos de Hidalgo, Puebla y Tamaulipas (Little, 1965). No obstante la familia se estableció en las Antillas, y así *Quercus* está representado en las montañas de Cuba por una especie endémica *(Q. cubensis),* lo cual insinúa una posible conexión terrestre entre esta isla y América Central. Heezen, Dreyfus & Catalano (1973) indican la posibilidad de que el "Cayman Ridge" (que se extiende desde Guatemala hasta la Sierra Maestra) hubiese emergido durante el Paleoceno y el Eoceno Inferior, pero no hay pruebas de que por entonces ya *Quercus* se hubiese extendido a México y Guatemala.

La penetración en América del Sur de *Quercus* y de otros elementos derivados de los bosques planifolios de América del Norte tuvo lugar en el

---

[1] Conviene destacar el carácter anemófilo de estos géneros que favorece la dispersión de su polen por grandes distancias.

Plioceno Superior y Pleistoceno. Así, dataciones para polen fósil de la Cordillera Oriental de Colombia se remontan a *ca.* 900.000 A. P. en el caso de *Quercus* y *ca.* 2 millones de años en el de *Alnus* (Livingstone & Van der Hammen, 1978: 72), y los registros de *Myrica* se sitúan entre 3-2.3 millones de años A. P. (Van der Hammen, Werner & Van Dommeln, 1973). Es notable cómo la distribución de *Quercus* en América del Sur no ha rebasado aún los límites políticos de Colombia, hacia el Ecuador y Venezuela, pese a que durante el Pleistoceno *Quercus* tuvo gran importancia fitosociológica en las fases climáticas húmedas.

Sin duda el levantamiento andino, cuya fase final más intensa en Colombia ha sido datada para la Cordillera Oriental entre 4.5 y 2.5 millones de años (Van der Hammen, Werner y Van Dommeln, 1973), tuvo gran importancia para favorecer el establecimiento y dispersión de *Quercus* y demás elementos del cenocrón plio-pleistocénico que presentaba requerimientos ecológicos similares. La orogénesis determinó la aparición de áreas con climas templados isotérmicos, con alto grado de humedad y de ecuabilidad, que durante las oscilaciones climáticas frías secas determinadas por los períodos glaciales del Pleistoceno, conservan condiciones propicias para el mantenimiento, tanto de inmigrantes septentrionales como de aquellos difundidos desde el sur a lo largo de los Andes.

Pueden invocarse los siguientes argumentos en favor de que *Trigonobalanus* corresponde en América del Sur al mismo cenocrón plio-pleistocénico que *Quercus:* a) La mayor representación genérica de las *Fagaceae* en América del Norte y las opciones más prolongadas para la irrupción allí de inmigrantes euro-asiáticos; b) La semejanza entre los requerimientos ecológicos de *Trigonobalanus excelsa* y los de especies de *Quercus* en las selvas nubladas de América Central, Colombia y México, reforzada por la coexistencia de *T. excelsa* y *Q. humboldtii* en el alto valle del Magdalena, y por la presencia de *Quercus* en los mismos sectores que ocupan las especies paleotropicales de *Trigonobalanus.* Por contraste *Trigonobalanus* no coexiste con *Nothofagus* en Malesia ni en América del Sur, la virtual ausencia de *Trigonobalanus* en el hemisferio sur, puesto que las localidades más meridionales conocidas para este género se sitúan a 3° al sur de la línea ecuatorial hacia el centro de la isla de Célebes; c) El considerable número de elementos que presumiblemente integran el cenocrón plio-pleistocénico en referencia; d) El hecho de que *Quercus,* y al parecer *Trigonobalanus,* en América del Sur no han transpuesto los confines de Colombia, lo cual por sí solo puede ser indicativo de una irrupción bastante reciente de estos géneros a la región noroeste del subcontinente. Adquiere significancia este aspecto cuando se repara en que dicha región jamás parece haber tenido contactos fisiográficos directos con alguna masa continental como Eurasia, Africa o la Antártida, y, por tanto, los géneros de *Fagaceae* allí representados requirieron para ello una larga ruta de dispersión dentro de América.

Ninguno de los argumentos enumerados por sí solo es suficientemente firme como para ratificar por sí mismo la tesis de una ruta septentrional para el arribo de *Trigonobalanus* a Colombia, pero apreciados en conjunto no carecen de significación. Con todo, el argumento principal, aunque no definitivo, que se contrapone a los anteriores, es el hecho mismo de no existir ningún registro fósil o contemporáneo de la presencia de *Trigonobalanus* en América del Norte ni en América Central, donde cabría esperar por lo menos la persistencia de representantes relictuales en los bosques nublados, tanto más si se tiene presente la alta sociabilidad y preferencias ecológicas de las especies del género. Pero, por otra parte, no es improbable que la revisión crítica de material fósil, y futuras exploraciones conduzcan a los hallazgos comprobatorios de esta tesis.

Ruta meridional (cenocrón cretácico superior).

Nothofagus representa un cenocrón mesozoico de la geoflora Antártica Terciaria, cuya irrupción a la América del Sur se realizó durante el Maestrichtiano, y cuya distribución conocida es excepcional dentro de la familia por estar circunscrita actualmente al hemisterio sur, en las montañas de Nueva Guinea, Nueva Bretaña, Archipiélago de D'Entrecasteaux, Nueva Caledonia, Australia oriental (provincias de Nueva Gales del Sur, Queensland del Sur), Tasmania, Nueva Zelandia y el sur de Argentina y Chile. En América del Sur su distribución es coincidente con los bosques subantárticos, húmedos y con elevada ecuabilidad climática, y está representado por 10 u 11 especies. En Chile se extiende desde el Departamento de Arauco *(ca.* 37° lat. Sur), por el sur hasta Tierra del Fuego, incluyendo el conjunto de islas costeras, y en Argentina desde la Provincia de Neuquén *(ca.* 39° lat. S), por una faja adyacente a la frontera con Chile, pero no existe en la isla de los Estados, las islas Malvinas o Falkland ni en el N de Tierra del Fuego.

Esta distribución tan peculiar ha motivado varios trabajos en que se ha discutido su dispersión y origen (v. gr. Cracraft, 1975: 245-246, fig. 5; Van Steenis, 1953, 1971). La especie más primitiva del género es *N. alessandri* Espinosa *(cf.* Van Steenis, 1971), endémica del Distrito Maulino de la Provincia Biogeográfica Subantártica (Cabrera & Willink, 1973: 98) en Chile, y afín a *N. alpina* (Poeppig & Endlicher) Oersted y *N. procera* (Poeppig & Endlicher) Oersted *(cf.* Cracraft, *ut supra)*, también de los bosques subantárticos.

El dato más antiguo de la existencia de *Nothofagus* en América del Sur se basa en polen de la formación Jaquel, Provincia del Río Negro, Argentina, que data del Maestrichtiano inferior (Archangelsky *in* Van Steenis, 1971: 97). Con base en el estudio de Melville (1973), Cracraft (1975: fig. 5) considera que los primeros *Nothofagus* aparecieron en América del Sur. Menéndez (1969: 556-557) ha resumido los registros paleontológicos de *Nothofagus* durante el Terciario, los cuales indican que aparentemente el género ha ocupado hasta ahora el S de Argentina y Chile de manera ininterrumpida, pero su areal ha sido modificado por oscilaciones debidas a la aridización de Patagonia y al desarrollo de las glaciaciones pleistocénicas. Además, de Nigeria se publicó un registro de polen de *Nothofagus* pero se basó en una confusión de la verdadera procedencia del material, según lo aclaró Cress *(in* Raven & Axelrod, 1974: 573).

El problema básico planteado en cuanto a la distribución de *Nothofagus* y la deriva continental radica ante todo en explicar cómo apareció este género en el hemisferio sur. Del análisis de la posición que ocupaban las masas continentales emergentes durante el Cretácico Medio y Superior resulta evidente cómo la única explicación plausible es la ofrecida por Raven & Axelrod (1974: 573), según la cual un grupo ancestral a *Nothofagus* desde regiones montañosas del sur de Eurasia se desplazó durante el Cretácico Medio, por vía de Africa o la India, hasta regiones templadas del hemisferio sur, cuando por entonces existían antiguas elevaciones, hoy desaparecidas por erosión del basamento precámbrico. A pesar de la bondad de esta hipótesis, hay que advertir que no se conocen registros fósiles de *Fagacēae* del Cretácico ni del Paleogeno de la India (Lakhanpal, 1970: 685) como tampoco de Africa (Raven & Axelrod, *ut supra)*. Pero existe evidencia indirecta de que en Africa, por un desecamiento progresivo que se inició a fines del Oligoceno (Axelrod, 1972), muchos grupos higrófilos han sido eliminados (Raven & Axelrod, 1974: 607 *et seqq.)*, y esta tendencia se ha mantenido con oscilaciones durante el Cuaternario (Livingstone & Van der Hammen, 1978). Una tendencia similar ha venido pronunciándose en la India desde el Oligoceno (Axelrod, 1971) y ha prevalecido igualmente durante el Cuaternario (Livingstone & Van der Hammen, 1978: 80-81). Estos cambios climáticos explican la comparativa pobreza florística de Africa y la India, por comparación con la de las selvas del SE de Asia e Indonesia.

Según Raven & Axelrod (1972) desde el Cretácico más tardío la Antártida tuvo un clima templado frío con alta ecuabilidad y en gran parte estuvo cubierta por bosques peremnifolios, pero en el Mioceno más temprano se inició una glaciación (Anónimo, 1973: Hayes *et al.*, 1973), que ya en el Plioceno era extensa y culminó con la destrucción de la biota original.

En la sub-región tropoandina existen varios elementos característicos de este cenocrón, como *Drymis, Gomozia, Pernettya, Podocarpus* y *Weinmannia* y otros (*cf. i. a.* Cleef, 1978), que se dispersaron hacia el N a lo largo de los Andes o antes de los levantamientos orogénicos finales. La vinculación de *Trigonobalanus* a este cenocrón resulta menos sustentable que con el cenocrón plio-pleistocénico, ante el enorme hiato geográfico existente entre los areales actuales de los géneros de *Fagaceae* representados en América del Sur (unos 4.000 kms entre *Quercus* y *Trigonobalanus* con las poblaciones chilenas más septentrionales de *Nothofagus)*, sin que existan poblaciones que ocupen localidades intermedias, pese a que *Nothofagus* ha ocupado ininterrumpidamente el subcontinente durante todo el Cenozoico.

BIBLIOGRAFIA CITADA

ANÓNIMO.

1963 Pacific drilling dates Atlantic opening. *Science News,* **104:** 278.

ASHTON, P. S.

1964 Ecological studies in the mixed Dipterocarp forests of Brunei State. *Oxford For. Memoirs,* No. 25.

1969 Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence. *Biol. Journ. Linnean Soc.,* **1:** 155-196.

AXELROD, Daniel.

1952 A Theory of angiosperm evolution. *Evolution,* **6** (1): 29-60.

1958 Evolution of the Madro-Tertiary geoflora. *Bot. Rev.* **24:** 433-509.

1971 Plate tectonics in relation to the history of the angiosperm flora of India. *Birbal Sahni Inst. Paleobot. Spec. Publ.,* **1:** 5-18.

1972 Ocean-floor spreading in relation to ecosystematic problems. *Univ. Arkansas Mus. Occas. Paper,* **4:** 15-76.

AXELROD, Daniel I. & Harry P. BAILEY.

1968 Cretaceous dinosaur extintion. *Evolution,* **22** (3): 595-611, figs. 1-5, tabs. 1-2.

BERRY, E. W.

1923 *Tree ancestors.* Pp. i-vi, 1-270. Baltimore.

BROWNE.

1946 Walnuts from the Late Tertiary of Ecuador. *Amer. Jour. Sci.,* **244:** 554-556.

CABRERA, Angel Lulio & Abraham WILLINK.

1973 Biogeografía de América Latina. *Monografías Científicas Ser. Biol.,* **13.** Pp. i-vi, 1-117, figs. 1-25. Secretaría General de la Organización de Estados Americanos, Washington, D. C.

CLAPPER, R.

1954 Chestnut breeding, techniques and results. I. Breeding material and pollination techniques. *Journ. Hered.,* **45:** 106-114.

CLEEF, Antoine M.

1978 Geoecological relations between the Southern Temperate Zone and the Tropical mountains. *Erdwissensch. Forschung Komm. Erdwissensch. Forsch. Akad. Wissensch. Liter. Herausg. Wilhelm Lauer* (TROLL, Carl & Wilhelm LAUER, edit.), **11:** 365-390, figs. 1-5, tabs. xli-xlvi. Fanz Steiner Verlag, Wiesbaden.

CRACRAFT, Joel.

1975 Historical biogeography and Earth history: perspectives for a future synthesis. *Ann. Missouri Bot. Gard.,* **62** (2): 227-250, figs. 1-5, tabs. 1-3.

CUTLER, D. F.

1964 Anatomy of vegetative organs of *Trigonobalanus* Forman *(Fagaceae). Kew Bull.,* **17** (3): 401-409, figs. 1-2, pls. 4-5, tabs. 1-2.

CHANEY, Ralph W.

1940 Tertiary floras and continental history. *Bull. Geol. Soc. Amer.,* **51:** 484, fig. 2. (Referencia copiada).

DARRAH.

1939 *Textbook of paleontology.* New York.

DENGO, G.

1969 Problems of tectonic relations between Central America and the Caribbean. *Trans. Gulf. Assoc. Geol.,* **19:** 311-320.

DETTMANN, M. E. & G. PLAYFORD.

1968 Taxonomy of some Cretaceous spores and pollen grains from eastern Australia. *Proc. Royal Soc. Victoria, n. s.,* **81:** 69-93.

DORF, E.

1959 Climatic changes of the past and present. *Contrib. Mus. Paleontol. Univ. Michigan,* **13** (8): 181-210.

ENGLER, Adolph.

1882 *Versuch einer entwicklunggeschichte,*. . . 2. (Referencia copiada).

FORMAN, L. L.

1962 New genus in *Fagaceae. Taxon,* **11:** 139-140.

1964 *Trigonobalanus,* a new genus *Fagaceae,* with notes on the classification of the family. *Kew Bull.,* **17** (3): 381-396, figs. 1-3.

1966-a On the evolution of cupules in the *Fagaceae. Kew Bull.,* **18:** 385-419.

1966-b Generic delimitation in the *Castaneoideae. Kew Bull.,* **18:** 385-419.

FORMAN, L. L. & D. F. CUTLER.

1967 Additional notes on *Trigonobalanus* Forman *(Fagaceae). Kew Bull.,* **21:** 331-334.

GRANT, N. K.

1971 South Atlantic, Benue Trough, and Gulf of Guinea Cretaceous triple junction. *Bull. Geol. Soc. Amer.,* **82:** 2295-2298.

GRAHAM, A.

1973 History of the arborescent temperate element in the northern Latin American biota. Pp. 302-314, *in* GRAHAM, A. (editor), *Vegetation and Vegetational History of Northern Latin America.* Elsevier Scientific Publ. Co., Amsterdam.

GRAHAM, A. & J. JARZEN.

1969 Studies in Neotropical paleobotany. I. The Oligocene communities of Puerto Rico. *Ann. Missouri Bot. Gard.,* **56:** 308-357.

HAYES, D. E. & J. RINGIS.

1973 Seafloor spreading in the Tasman Sea. *Nature,* **243:** 454-458.

HEEZEN, B. C., M. DREYFUS & R. CATALANO.

1973 The Cayman Ridgen. *Geol. Soc. Amer. Abstr. Prog.* **1973** Meeting, Dallas, 705.

HEINRICH, B. & Peter H. RAVEN.

1972 Energetics and pollination ecology. *Science,* **176:** 597-602.

HOLLOWAY, J. T.

1954 Forest and climates in the South Island of New Zealand. *Trans. Royal Soc. New Zealand,* **82:** 329-410.

JACKSON, James F.

1978 Seasonality of flowering and leaf-fall in a Brazilian subtropical lower montane moist forest. *Biotropica,* **10** (1): 38-42, figs. 1-5.

KRYSHTOFOVICH, A. N.

1929 Evolution of the Tertiary flora in Asia. *New Phytol.,* **28** (4): 303-312.

1935 A final link between the Tertiary floras of Asia and Europe. (Contribution to the age of the Arcto-Tertiary floras of the Northern Holarctic). *New Phytol.,* **34** (4): 339-344.

KUPRIANOVA.

1962 *Rep. Soviet Palyn. Publ. U.S.S.R. Acad. Sci. Moscow.* Pp. 17-25. (Referencia copiada).

LAKHANPAL, R. N.

1970 Tertiary floras of India and their bearing on the historical geology of the region. *Taxon,* **19:** 675-694.

LITTLE, Elbert L., Jr.

1965 Mexican beech, a variety of *Fagus grandifolia. Castanea,* **30:** 167-170.

LIVINGSTONE, D. A. & Thomas VAN DER HAMMEN.

1978 Paleogeography and palaeoclimatology. *Tropical forest ecosystems:* a state-of-knowledge report prepared by UNESCO-UNEP-FAO. Pp. 61-89, París.

LOZANO-C., Gustavo, Jorge HERNÁNDEZ-C. & Jesús HENAO.

1979 Hallazgo del género *Trigonobalanus* Forman, 1962 *(Fagaceae),* en el Neotrópico — 1. *Caldasia,* **12** (60): 517-537, Láms. I-III.

Mai, D. H.

1970 Die Tertïären Arten von *Trigonobalanus* Forman *(Fagaceae)* in Europe. *Jahrb. Geologie 3 für 1967*. Pp. 381-409, tabs. 1-4.

Mckenna, Malcoln C.

1972 Was Europe connected directly with North America prior to the Middle Eocene? *Evol. Biol.*, **6:** 179-189.

1973 Sweepstakes, filters, corridors, Noah's Arks, and beached Viking funeral ships in palaegeography. *Implications of continental drift to the Earth sciences* (Tarling, D. E. & S. K. Runcorn, eds.). Pp. 291-304. Academic Press, London and New York.

1975 Fossil mammals and early Eocene North Atlantic land continuity. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, **62** (2): 335-353, fig. 1, tab. 1.

Melville, R.

1963 A new theory of the Angiosperm flower: II. The Androecium. *Kew Bulletin*, **17** (1): 1-64, figs. 25-67.

1973 Continental drift and plant distribution. *Implications of continental drift to the Earth sciences* (Tarling, D. E. & S. K. Runcorn, eds.). Pp. 439-446. Academic Press, London and New York.

Menéndez, Carlos Alberto.

1969 Die fossilen Floren Südamerikas. *Biogeography and ecology in South America* (Fittkau, E. J. *et al.*, eds.), **2:** 519-561, fig. 1, pls. 1-10. Monographiae Biologicae, 19. Dr. W. Junk N. V. Publishers, The Hague.

Müller, J.

1970 Palynological evidence on early differentiation of Angiosperms. *Biol. Rev.*, **45:** 417-450.

Oersted, A. S.

1871 Bidrag til Kundskab om Egefamilien i Nutid og Fartid. *Kongeligt Densk. Vidensk. Selsk. Skr. Raekke*, **9:** 351.

Preest, D. S.

1963 A note on the dispersal characteristics of the New Zealand podocarps and beeches and their geographic significance. *Pacific basin biogeography* (Gresit, ed.). Pp. 415-423.

Raven, Peter H. & Daniel I. Axelrod.

1972 Plate tectonics and Australasian palaeobiogeography. *Science*, **176:** 1379-1386.

1974 Angiosperm biogeography and past continental movements. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, **61** (3): 539-673, figs. 1-5.

Reyment, R. A.

1969 Ammonite biostratigraphy, continental drift and oscillatory transgressions. *Nature*, **224:** 137-140.

REIG, Osvaldo A.

1962 Las integraciones cenogenéticas en el desarrollo de la fauna de vertebrados tetrápodos de América del Sur. *Ameghiniana,* **2** (8): 131-140.

SAVAGE, Jay Mathers.

1966 The origins and history of the Central American herpetofauna. *Copeia,* **1966** (4): 719-766, figs. 1-26, tabs. 1-7, Dec. 23.

SCHUSTER, R. M.

1972 Continental movements, "Wallace's Line" and Indomalayan-Australasian dispersal of land plants: some eclectic concepts. *Bot. Rev.,* **38:** 3-886.

SKUTCH, Alexander F.

1971 *A naturalist in Costa Rica.* Pp. i-x, 1-378, figs., pls. s. n. University of Florida Press, Gainesville.

SMITH, Albert C.

1973 Angiosperm evolution and the relationship of the floras of Africa and America. *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review* (MEGGERS, B. J., E. S. AYENSU & W. D. DUCKWORTH, eds.), Pp. 49-61, figs. 1-3. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

SOEPADMO, Engkik.

1968 A revision of the genus *Quercus* L. subgen. *Cyclobalanopsis* (Oersted) Schneider in Malesia. *Gard. Bull. Singapore,* **22:** 355-427, figs. 1-18, maps i-xvi.

1972 *Fagaceae. In Flora Malesiana, series I — Spermatophyta,* 7 (pt. 2): 265-403, figs. 1-39. Groningen.

TAKHTAJAN, Armen.

1969 *Flowering plants: origin and dispersal.* (Traducción del ruso por C. Jeffrey). 310 pp., pls. Smithsonian Institution Press, Washington.

THORNE, Robert F.

1973 Major disjunctions in the geographical ranges of seed plants. *Quart. Rev. Biol.,* **47:** 365-411.

VAN DER HAMMEN, Thomas & Enrique GONZÁLEZ.

1960 Upper Pleistocene and Holocene climate and vegetation of the "Sabana de Bogotá" (Colombia, South America). *Leidse Geol. Mededel.,* **25:** 261-315, figs. 1-8, pls. i-xlv, 2 gráfs. anexas.

VAN DER HAMMEN, Thomas, J. H. WERNER & H. VAN DOMMELEN.

1973 Palynological record of the upheaval of the Northern Andes: a study of the Pliocene and lower Quaternary of the Colombian Eastern Cordillera and the early evolution of its high-Andean Biota. *Paleogeograph. Palaeoclim and Palaeoecol.,* **16:** 1-24.

VAN STEENIS, Cornelis Gijsbert Gerrit Jan.

1953 Results of the Archbold Expeditions. Papuan *Nothofagus. Journ. Arnold Arbor.,* **34** (4): 301-373, figs. 1-22, pl. I.

1971 *Nothofagus,* key genus of plant geography, in time and space, living and fossil, ecology and philogeny. *Blumea,* **19** (1): 65-98, tab. 1, maps 1-2.

WOLFE, Jack A.

1975 Some aspects of plant geography of the Northern Hemisphere during the late Cretaceous and Tertiary. *Ann. Missouri Bot. Gard.,* **62** (2): 264-279, figs. 1-2.